



Effects of warming on the temperature response of photosynthesis in forest canopy leaves

著者	山口 大輔
学位授与機関	Tohoku University
学位授与番号	11301甲第18212号
URL	http://hdl.handle.net/10097/00122687

博士論文（要約）

**Effects of warming on
the temperature response of photosynthesis in
forest canopy leaves**

（温暖化が森林林冠葉の光合成の温度応答に与える影響）

平成 29 年度

東北大学大学院生命科学研究科

生態システム生命科学専攻

機能生態学分野

山口 大輔

大気中の二酸化炭素濃度の増加にともない地球の気温は上昇すると予測されている。温度は陸上生態系の物質循環を制御する主要な因子であり、温暖化した気候下で陸上生態系が炭素プールとしてどのように変化するかを予測することは近年の大きな研究テーマの一つとなっている。森林生態系において樹木の林冠葉は光合成と呼吸を通して大気と生態系の炭素交換を調節する重要な生物学的要因である。しかし、温暖化が林冠個葉の光合成特性にどのような影響を与えるのかは、温暖化処理が技術的に難しいこともあり、未だに明らかにされていない。本研究では、林冠最上部の枝に温暖化設備を設置することによって、光合成特性に環境変化がどのように影響するのかを検証した。

第一章 季節変化と温暖化処理がコナラ林冠葉の光合成の温度応答に与える影響

はじめに

光合成の温度依存性は、同一種でも生育温度によって変化する（温度順化）。高温環境に順化した植物は低温環境に順化した植物よりも高温域で光合成速度が高くなるように温度-光合成曲線の形を変える（Berry and Björkman 1980 など）。Yamori et al. (2014) はメタ解析によって、多くのC3植物の光合成の最適温度と生育温度との間に正の相関があることを示した。このような温度-光合成曲線の変化は複数の要因によって起こり得ることが示されており、Farquhar et al. (1980) の光合成生化学モデルを基にすると、(i) RuBP(リブローズビスリン酸) カルボキシル化能力 (V_{cmax}) の温度依存性の変化、(ii) RuBP 再生能力 (J_{max}) の温度依存性の変化、(iii) J_{max} と V_{cmax} のバランスの変化、(iv) 葉内 CO_2 濃度 (C_i) の変化、(v) C_i の温度依存性の変化のいずれかに帰することができる (Hikosaka et al. 2006)。

野外に生育する樹木林冠葉の光合成特性は様々な気象条件の影響を受ける。Hikosaka et al. (2007) はミズナラ林冠葉の光合成特性の季節変化を解析し、光合成速度の温度依存性が季節とともに変化的こと、さらに、この変化の主要因が、気温変化に依存した V_{cmax} の温度依存性の変化であることを明らかにした。一方、近年の研究により、樹木葉の光合成特性の制御に日長が大きな役割を持つことが指摘されている。Bush et al. (2007) はたとえ高温環境でも日長の減少により光合成速度は低下することを示し、Bauerle et al. (2012) は気温よりも日長が光合成の季節変化を制御する主要因であることを指摘している。一方、日長が光合成速度の温度依存性に与える影響は不明である。

将来の温暖化は、日長には影響せずに気温を上げるはずである。温暖化が光合成特性に与える影響を知るためには、同じ日長で気温上昇がどのような影響をもつか明らかにする必要がある。第一章では、コナラ林冠葉に温暖化処理を行うことにより、(1) 光合成の温度依存性などの葉特性が温度上昇にどのように影響を受けるのか、(2) 光合成の温度依存性を変化させるメカニズム

は何か、(3) 葉特性の季節変化において生育温度と日長はそれぞれどのような効果を持つのかを明らかにすることを目的とした。

材料と方法

北海道大学苫小牧研究林 (42°40'N, 141°36'E) に自生するコナラ成木の太枝の四方を 1.8m × 1.8m × 1.8m のアクリル板で囲み (open top canopy chamber : OTCC)、OTCC 内部の気温を上昇させた (日中の平均葉温 +1.0°C)。2011 年と 2012 年の 6 月から 10 月にかけて月に一度、様々な CO₂ 濃度 (200, 400, 1000 μmol mol⁻¹) と葉温 (10, 15, 20, 25, 30, 35°C) でガス交換測定を行った。生育温度と日長を予測変数とし、各ガス交換パラメーターについて重回帰分析を行った。生育温度と日長がパラメーターの季節変化に与える影響を標準化偏回帰係数で評価した。

結果

温暖化処理にさらされた葉の光合成速度は、測定温度 20°C では変化しなかったが、25°C では増加した。さらに、温暖化処理によって V_{cmax} の温度依存性が増加し、それにともない温度-光合成曲線の最適温度も増加した。重回帰分析の結果、生育温度と日長はどちらも光合成速度の季節変化を説明する有意な変数であった。重回帰分析の結果をもとにシミュレーションモデルを構築し、感度分析を行った。生育温度を固定して日長を変化させると、光合成の絶対値は日長が長いほど高くなり、温度-光合成曲線の形や最適温度はほとんど影響を受けなかった。日長を固定して生育温度を変化させると、測定温度 20°C の光合成速度はほとんど変わらず、温度-光合成曲線の形が大きく変化し、生育温度が高温になるほど最適温度も高くなった。

まとめ

日長は温度-光合成曲線の切片に、生育温度は形により強く影響した。このように、日長と生育温度は葉の光合成特性に対して異なる影響を持つことが明らかとなった。

第二章 林冠葉の温度－光合成関係に対する温暖化処理の影響は異なる緯度間で同様であるのか？

はじめに

植物の多くの性質が温度の影響を受けるが、その応答は温度に対して直線的でないことが多く、同じ温度上昇でも、もともとの温度環境によって応答は大きく異なると考えられる。また、異なる温度環境にはその温度環境に適応したエコタイプが生育し、互いに異なる温度応答をもつ可能性がある。

第二章では、異なる緯度に生育するコナラの林冠葉に対してそれぞれ温暖化処理を施すことで、(1) 光合成の温度依存性は高緯度サイトと低緯度サイトで同じであるのか、(2) 温暖化が光合成の温度依存性に与える影響はそれら 2 つのサイト間で同じであるのか、(3) 異なる場合、その違いにどのような生化学的メカニズムが関与しているのかを明らかにすることを目的とした。

材料と方法

本研究では、北海道大学苫小牧研究林 (42°40'N, 141°36'E) を高緯度サイト、鳥取大学蒜山の森 (35°17'N, 133°35'E) を低緯度サイトとし、調査を行った。2012 年の 6 月から 10 月にかけての月平均気温は、高緯度サイトでは 13.9、18.9、21.5、20.8、11.5°C、低緯度サイトでは 17.7、22.7、23.6、19.4、12.7°C であった。高緯度・低緯度サイトに自生するコナラ成木の林冠でそれぞれ OTCC を用いて気温を上昇させた (高緯度サイトの日中の平均葉温 +1.0°C; 低緯度サイトの日中の平均葉温 +1.3°C)。高緯度サイトでは 2011 年と 2012 年の 6 月から 10 月にかけて、低緯度サイトでは 2012 年と 2013 年の 6 月から 10 月にかけてそれぞれ月に一度、様々な CO₂ 濃度 (200, 400, 1000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) と葉温 (10, 15, 20, 25, 30, 35°C) でガス交換測定を行った。

結果

光合成速度は高緯度サイトよりも低緯度サイトで高い傾向にあった。緯度間で温暖化処理の影響は異なっており、高緯度サイトでは光合成速度は増加したが、低緯度サイトでは減少した。低緯度サイトでの温暖化処理による光合成速度の減少は主に葉の面積当たりの重さと葉の窒素含量の減少によって説明できた。一方、高緯度サイトでの温暖化処理による光合成速度の増加は主に光合成の温度依存性の変化によるものであった。

高緯度サイトと低緯度サイトではともに、生育温度の上昇によって V_{cmax} の温度依存性が増加し、それにともない光合成の最適温度も上昇した。しかし、低緯度サイトでは生育温度が上昇するにつれてこれらのパラメーターが応答しなくなり、代わりに C_i の温度依存性が増加した。その結果、低緯度サイトでは温度-光合成曲線がなだらかな形に変化し、高温でも高い光合成速度を実現することができた。一方で、高緯度サイトではそのような温度-光合成曲線の変化は見られなかった。

まとめ

高・低緯度どちらにおいても生育温度の上昇によって高温での光合成速度が高くなるように温度応答は変化した。生育温度の変化に対する温度-光合成曲線の形の変化とそのメカニズムは緯度間で大きく異なっていた。これらの結果は、温暖化が森林の炭素収支へ与える影響は緯度環境によって違うことを示唆している。

本研究により温暖化が森林林冠葉の光合成の温度応答に与える影響が明らかとなった。これらの成果により葉の光合成特性に対する温暖化影響のモデル化が可能となり、将来の森林生態系の炭素収支の予測精度向上に大きく貢献すると期待される。

<参考文献> Bauerle WL, Oren R, Way DA et al. 2012. PNAS 109: 8612–8617./ Berry J, Björkman O 1980. Annu Rev Plant Physiol 31:491-543./ Busch F, Hüner NPA, Ensminger I. 2007. Plant Physiol 143: 1242–1251./ Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. Planta 149: 78–90./ Hikosaka K, Ishikawa K, Borjigidai A et al. 2006. J Exp Bot 57: 291–302./ Hikosaka K, Nabeshima E, Hiura T. 2007. Tree Physiol 27: 1035–1041./ Yamori W, Hikosaka K, Way DA 2014. Photosynth Res 119:101-117./ Yamaguchi DP, Nakaji T, Tsutom H, Hikosaka K 2016. Tree Physiol. 36: 1283-1295.